Vestnik zoologii, **46**(6): 539–549, 2012

УДК 591.4:599.735.31(477.7)

ВЗАЄМОЗУМОВЛЕНІСТЬ ПРОЦЕСІВ РОЗМНОЖЕННЯ ТА ФОРМУВАННЯ РОГІВ ОЛЕНЯ ДАВИДА, *ELAPHURUS DAVIDIANUS* (MAMMALIA, ARTIODACTYLA), В УМОВАХ НАПІВВІЛЬНОГО УТРИМАННЯ НА ПІВДНІ УКРАЇНИ

Є. П. Стекленьов

Біосферний заповідник «Асканія-Нова» ім. Ф. Е. Фальц-Фейна,
вул. Фрунзе, 13, смт Асканія-Нова, Чаплинський р-н,
Херсонська обл., 75230 Україна

Получено 28 октября 2010
Принято 14 сентября 2012

Взаимообусловленность процессов размножения и формирования рогов оленя Давида, *Elaphurus davidianus* (Mammalia, Artiodactyla), в условиях полувольного содержания на юге Украины. Стеклeнёв Е. П. — Изучены основные показатели прохождения биоритмов отдельных морфофизиологических процессов у оленя Давида (*Elaphurus davidianus* Milne-Edwards, 1866) при разведении его в условиях полувольного содержания на юге Украины. Установлено, что период гона и плодотворного спаривания у него происходит в конце мая — начале июня, рождения потомства — в конце марта — апреле при продолжительности беременности, равной 296,0 ± 2,26 суток. Интервал между отёлом самки и следующим спариванием составляет 1,5–2,5 месяца. Продолжительность нормального биологического цикла развития рогов у взрослых самцов составляет 350,66 ± 7,05 суток; их сбрасывание и начало роста новых рогов происходит в основном в зимний период (январь-февраль). Параллельно с развитием молодых рогов происходит активизация сперматогенеза, которая достигает максимума в мае-июне (период гона). У отдельных самцов имеет место двукратная смена рогов — осенняя (сбрасывание «основных» рогов) и зимняя (сбрасывание дополнительно сформированных рогов). Осеннее сбрасывание рогов обусловлено истощением самцов в период гона и заметным снижением активности сперматогенеза, зимнее — резким сокращением продолжительности светового дня, неблагоприятными климатическими условиями и прекращением сперматогенеза. Длительность основного периода развития рогов равна 260,16 ± 7,1 сут; дополнительного — 117,01 ± 5,15. Суммарная длительность обоих периодов развития рогов равна 377,16 ± 6,12 сут, что почти совпадает с таковой нормального биологического цикла (350,66 ± 7,05 сут).

Ключевые слова: олень Давида, *Elaphurus davidianus*, акклиматизация, биоритм, размножение, половая активность, спаривание, сперматогенез, рога.

Relationship Between Reproduction and Antlersformation in the Pere David's Deer, *Elaphurus davidianus* (Mammalia, Artiodactyla), under Semi-Free Conditions in the South of Ukraine. Steklenev E. P. — The basic indexes of biorhythms the certain morpho-fisiological processes in the Pere David's deer under the semi-free conditions in the South of Ukraine have been studied. It was found that its rutting season and successful mating fall on the end of May and the first part of June. Offsprings are born between the end of March and April. An interval between bearing of females and the next mating varies between 1.5 and 2 months. Pregnancy length averages 296.0 ± 2.26 days. Sexual activity is revealed by adult males between the second part of April and reaches maximum expression in May and June. In that period finishes the development of the antlers. The duration of normal biological cycle of antlers formation lasts 350.66 ± 7.05 days. They fall down mostly in winter period (January and February). Some males mew their antlers in autumn (mewing of the «main» antlers) and winter (mewing of additional antlers). Autumn mewing of antlers causes exhaustion of males in rutting season. Winter mewing is caused by shortening of daylight and unfavorable climatic conditions. The basic period of antlers development averages 260.16 ± 7.1 days, the additional period — 117.61 ± 5.15 days, their total duration — 377.16 ± 6.12 days, what concides approximately with the normal biological cycle (350.66 ± 7.05 days).

Key words: Pere David's deer, acclimatization, reproduction, biorhythm, spermatogenesis, sexual activity, mating, antlers.

Вступ

Вивченню біології окремих представників родини оленячих (Cervidae) у науковій літературі приділено багато уваги. Окреме місце серед них належить оленю Давида (*Elaphurus davidianus* Milne-Edwards, 1866) або Мілу. З давніх-давен його розводили у центральній частині Китаю, але, починаючи із другої половини XIX ст., у зв'язку з вирубкою лісів і осушенням боліт, чисельність виду різко скоротилася. Незначне поголів'я цього виду оленів збереглося лише в Імператорському парку Китаю, а в подальшому — і у деяких зоопарках Європи. Тут вони почали успішно розмножуватися і тепер, завдяки їхній відносно великій чисельності, високим темпам розвитку, а також значній масі тіла, стали об'єктом зацікавленості фермерів (Curlewis et al., 1988). Наявні висновки про біологію оленя Давида і проходження у нього природних циклів зроблено на основі небагатьох спостережень у зоопарках. За зовнішним виглядом і особливостями проходження природних процесів, цей олень помітно відрізняється від усіх інших представників родини. Згідно з даними Кірквуда та співавт. (Kirkwood et al., 1987), 75 % самок даного виду приводить потомство у квітні, що на 2,0—2,5 місяця раніше, ніж у самок благородного оленя (Adam, 1992). Значно триваліший у них і період вагітності: згідно з даними Р. Госса (Goss., 1983), він триває 9—10 місяців. Варті уваги й інші особливості проходження біоритмів у цього виду тварин; це стосується, зокрема, розвитку та кальцифікації рогів, строків їхнього очищення та втрати. Рядом дослідників відзначено феномен дворазового спадання рогів та повторного їхнього росту протягом одного року; одна пара таких рогів росте восени, друга — взимку та навесні (Goss, 1983). Причина і характер такого явища натепер залишається невивченою.

Методика

Враховуючи чітко виражену своєрідність біоритмів у оленя Давида, нами проведені спостереження за їхнім проявленням у групі тварин (9 ♂ і 7 ♀), які, починаючи з 1991 р., проходять акліматизацію в умовах напіввільного утримання у біосферному заповіднику «Асканія-Нова». У процесі спостережень враховували строки проявлення статевої активності самців і самок, парування та народження потомства, його наступний розвиток, становлення статевої та фізіологічної зрілості, формування рогів та їхнє спадання, строки линяння волосяного покриву тощо. Особливу увагу звертали на інтенсивність розвитку рогів, їхні масу та розміри, терміни закінчення їхнього формування та втрати, морфологічні особливості будови. В окремих випадках проводили дослідження гонад, вивчення характеру проходження ово- та сперматогенезу з урахуванням віку тварин і сезону року. Аналіз отриманих даних проводили у посезонному розрізі з урахуванням віку, розвитку та стану вгодованості тварин.

Результати

Оленю Давида, як і більшості представників родини оленячих (Cervidae), притаманний сезонний спосіб розмноження. В умовах напіввільного утримання в заповіднику «Асканія-Нова» сезон підвищеної статевої активності у нього припадає на весняно-літній період з основними термінами парування протягом другої половини травня — першої половини червня. Останній у великій мірі зумовлено ступенем активності самців і готовністю їх до парування. Приблизно на такі ж терміни проявлення статевої активності та плідних парувань в умовах Великої Британії (Woburn Herd) вказують Д. Бедфорд (Bedford, 1951) і К. Веммер (Wemmer, 1983), які відзначають початок гону у червні, а закінчення — на початку серпня. Дещо інші показники відносно строків проявлення статевої активності наводять Дж. Керлевіс та співавт. (Curlewis et al., 1988), згідно з даними яких, сезон статевої активності у ялових самок зміщується на дещо пізніші терміни: починається у І декаді серпня, закінчується — у кінці грудня — на початку січня наступного року. Терміни проходження естральних періодів у самок оленя Давида автори підкріплюють показниками досліджень рівня прогестерону в крові у різні періоди статевого циклу протягом усього сезону. Тривалість статевого циклу, згідно з їхніми даними, становить 19,5 ± 0,6 діб.

За термінами проявлення статевої активності в умовах півдня України олені Давида значно відрізняються від інших представників родини Cervidae, і зокрема благородного та плямистого оленів, відповідні цикли яких припадають на I—III декаду вересня (*Cervus elaphus*) та I—II декаду жовтня (*Cervus nippon*). Значна різниця між цими видами спостерігається і за тривалістю вагітності. Згідно з даними

Г. Госсена та співавт. (Gossen et al., 1997), тривалість вагітності самок оленя Давида на 49 діб довша, ніж у благородного оленя, при абсолютних показниках відповідно 283,4 ± 6,1 і 234,4 ± 3,4 діб. В умовах півдня України тривалість вагітності самок оленя Давида становить 296,0 ± 2,36, з коливаннями у межах 289–304 доби (Стекленьов, 2005). Такою тривалістю вагітності з-поміж інших представників підродини оленячих вирізняється козуля (*Capreolus capreolus*) (Short, Mann, 1966), що обумовлено наявністю латентної фази на ранніх стадіях розвитку зародку, яка на кілька місяців затримує його імплантацію (Aitken, 1974). За аналогією з козулею, передбачають наявність такої діапаузи і в самок оленя Давида (Short, Hay, 1966). Наші дослідження одної самки у I декаді грудня, тобто через 5,5 місяців після передбачуваного зачаття, не дають підстави погоджуватися з думкою авторів. Досліджений ембріон, судячи з морфологічних ознак, перебував на 4-му початку 5-го місяця ембріонального розвитку; його маса становила 1850 г, довжина тіла — 49 см (Стекленьов, Смаголь, 2001). Першопричину зміщення сезонних ритмів у цього виду тварин (Goss, 1983) вбачають у виникненні аномалій, які з часом закріпилися і стали для них нормою. Значну роль у виникненні цього явища Б. П. Токін (Токин, 1987) відводить температурному фактору.

З точки зору генетичних досліджень, малоймовірною постає можливість гібридизації благородного оленя та оленя Давида. Зважаючи на повідомлення деяких дослідників (Asher et al., 1988; Krzywinski, 1993; Argo et al., 1994; Gossen et al., 1997), ці види оленів успішно схрещуються між собою та дають плідне потомство як по жіночій, так і чоловічій лінії. Тривалість ембріонального розвитку гібридів I покоління (Gossen et al., 1997) становить у середньому 265,5 ± 5,45 діб, у т. ч. при виношуванні самців 268, ± 6,4 діб (n = 10); самок — 262,2 ± 4,5 діб (n = 10).

Варті також уваги своєрідність росту і розвитку рогів у самців оленя Давида. Як зазначалося вище, рядом дослідників відзначені випадки дворазового спадання та відростання рогів протягом одного календарного року (Goss, 1983; Puschmann, 1988): одна пара таких рогів починає рости взимку та на початку весни, друга — восени. Ряд дослідників вказує на прямий зв’язок між циклами розвитку рогів та статевою поведінкою окремих видів Cervidae, підтверджуючи це показниками гормонального статусу тварин з урахуванням тривалості світлового дня (Wislocki, 1942; Chapman, 1975; Goss, 1983; Lincoln, 1984, 1985; Bubenik, 1990; Jaczewski, 1992; Haigh, Hudson, 1993). Регулююча дія штучної зміни тривалості світлового дня на «рогоутворюючі» цикли і відтворювальну здатність у благородного оленя встановлена З. Ячевським (Jaczewski, 1952, 1954). Основним регулятором рогоутворювального і репродуктивного циклів у оленів, які живуть в районах помірних широт (Goss, 1983), є співвідношення світла і темряви. Переконливим доказом тому є швидка адаптація до умов середовища при переміщенні в аналогічні природно-кліматичні зони південної чи північної півкулі (Wodzicki, 1950; Leader-Williams, Rosser, 1983). Встановлено, що фотоперіодичні зміни регулюють секрецію мелатоніну, який, впливаючи на зменшення рівня пролактину, активізує секрецію лютеїнізуючого гормону; останній, у свою чергу, зумовлює збільшення тестостерону і нормалізвцію процесів розмноження та рогоутворення (Jaczewski, Michalkowa, 1974; Bubenik et al., 1986). Доведено також, що роги спадають, коли рівень тестостерону у крові помітно знижується. Разом з тим введення синтетичного тестостерону самцям благородного оленя пролонгує збереження у них рогів упродовж всього року (Waldo, Wislocki, 1951; Wislocki, Waldo, 1953; Jaczewski, 1992).

При спостереженні за процесами рогоутворення у самців оленя Давида у віковій градації встановлено, що в умовах півдня України ювенільні роги у молодих самців починають рости у річному віці (I–II декада квітня); їхній розвиток проходить досить інтенсивно і вже наприкінці травня — в червні починається активний процес їхньої кальцифікації та злущення надкістного покриву. Втрата юве-

нільних рогів відбувається переважно в середині лютого наступного року (табл. 1, 2). Пересічна маса пари таких рогів становить 44,91 ± 6,35 г (у т. ч. правого 46,0 ± 8,35 г; лівого 43,82 ± 4,81) при довжині 13,1 ± 0,62 см (у т. ч. правого 13,5 ± 0,59; лівого 12,7 ± 0,66 см). Одночасно з розвитком ювенільних рогів відбувається процес активізації сперматогенезу і становлення статевої зрілості молодих самців. Починаючи із середини літа вони проявляють статеву активність та зацікавленість самками. Про становлення статевої зрілості самців оленя Давида у віці 1-го року і 7-ми місяців свідчать показники сперматогенезу сім'яників, досліджених у ІІ декаді грудня: у хвостових відділах придатків відзначено наявність великої кількості нормальних, активних сперміїв з концентрацією 1,22 млн/мм^3 (Стекленьов, 2005). Статеву активність він проявляв протягом літа й осені, переслідуючи наявних у стаді самок. Аналогічну поведінку відзначено також в інших самців цього вікового періоду (n = 6), досліджених у суміжні роки.

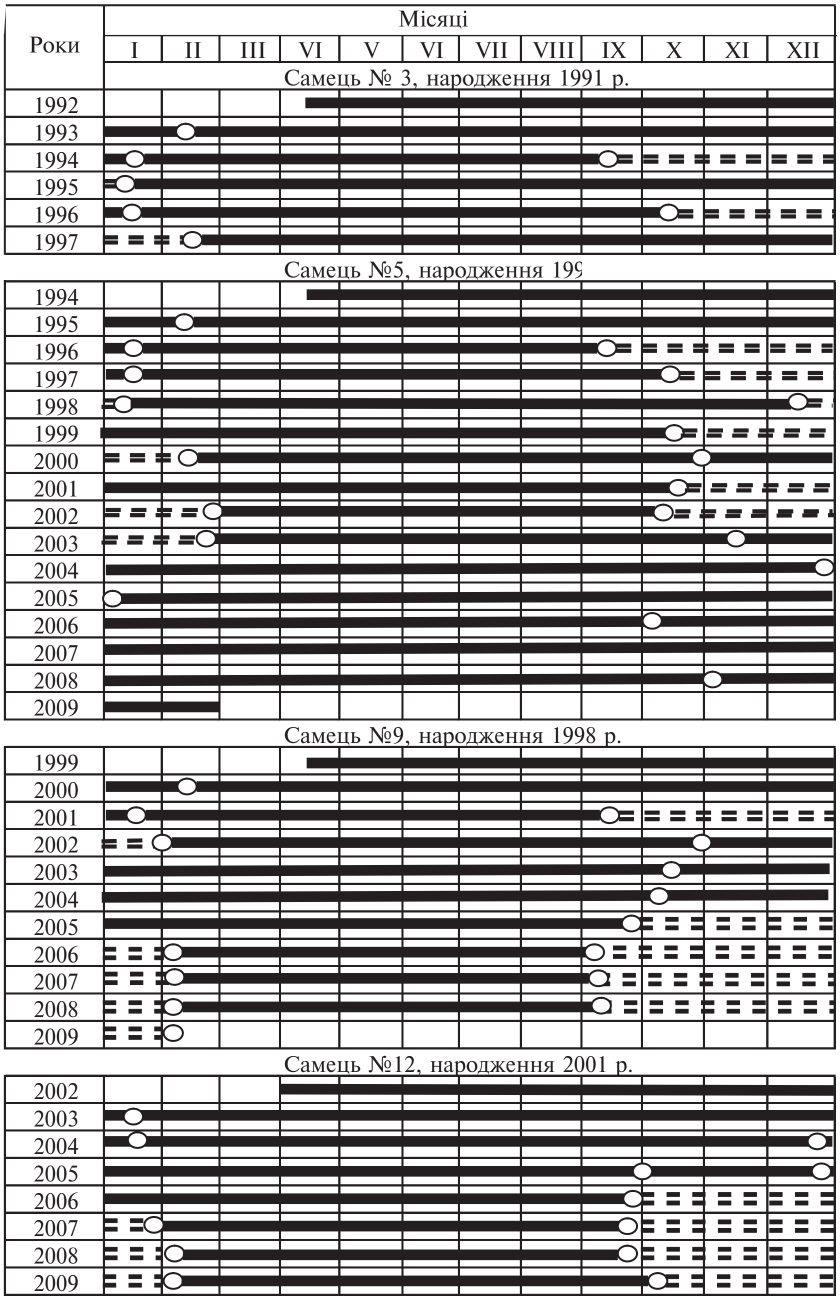
Протягом 2-го року життя у самців оленя Давида починають формуватися перші «гіллясті» роги. Довжина рогів дорослих самців оленя Давида сягає 75 см; вони мають округлу поперечну форму стовбура і своєрідну конфігурацію крони (Банников, Флинт, 1971; Goss, 1983). Їхні відростки (від 1 до 4) розгалужуються каудально від основного стовбуру, на відміну від інших представників Cervidae. Нижній, найдовший відросток на кінці часто розгалужений і може також містити до 6 власних коротких відростків. Тривалі дослідження рогів оленя Давида у заповіднику «Асканія-Нова» доводять, що окремі показники їхньої морфології значною мірою визначаються віком та фізіологічним станом самців, а також характером статевої поведінки, як за відсутності, так і за наявності контакту з самками (Стекленёв, Смаголь, 2001; Стекленьов, 2005).

В умовах півдня України ріст перших «гіллястих» рогів розпочинається відразу ж після спадання ювенільних «спиць», переважно у ІІ декаді лютого. Повний

Таблиця 1. Розвиток і морфологічні показники рогів самців оленя Давида у різні вікові періоди
Table 1. Development and morphological indices of antlers of Peer David's deer in various periods of the life

Термін спадання рогів	Враховано випадків	Маса рогів, г (правого/лівого)	Довжина, см					Обхват, см		Тривалість розвитку рогів, діб
			основного стовбура (правого/лівого)	відростків 1-го	2-го	3-го	4-го	«розетки» рогів	стовбура між «розеткою» і першим відростком	
		M ± m	M ± m	M ± m	M ± m	M ± m	M ± m	M ± m	M ± m	M ± m
Ювенільні роги (спиці)										
Зима	8	89,8 ± 6,58 (46,0/43,8)	13,1 ± 0,62 (13,5/12,7)	—	—	—	—	—	—	294,25 ± 3,77
Перші гіллясті роги										
Зима (10.01–27.01)	7	774,0 ± 71,15 (402,75/ 371,25)	34,1 ± 3,15 (32,6 ± 35,6)	28,12 ± 5,35	8,8 ± 2,72	—	—	12,67 ±0,33	10,0 ±0,58	344,43 ± 5,35
Одноразове спадання рогів										
Зима (12.10–27.01)	15	2403,39±176,0 (1146,22/ 1257,14)	63,87±4,90 (61,75±66,0)	58,5 ±7,3	18,23 ±4,21	9,37 ±4,53 (n=4)	9,0 (n=1)	18,6 ±1,33	13,6 ±1,08	349,67±3,1 (361,6±9,23)
Дворазове спадання рогів										
а) основне										
Осінь (12.11–18.10)	5	1815,0±85,6 (850,0/965,0)	50,66±2,57 (48,0/53,33)	39,66 ±1,39	11,25 ±3,37	—	—	19,06 ±0,82	13,87 ±0,93	251,64 ± 6,9
б) додаткове										
Зима (12.01–27.02)	8	995,01±37,67 (489,3/505,71)	36,34±2,46 (37,75/36,93)	24,09 ±2,72	4,85 ±1,62	—	—	18,63 ±2,44	15,87 ±0,90	129,46 ± 4,68

Таблиця 2. Біологічні цикли рогоутворення у самців оленя Давида
Table 2. Biological cycles of antlers formation in the males of Peer David's deer



Примітка. ○ — період спадання старих та початку розвитку молодих рогів; ▬ — тривалість основного циклу рогоутворення; = = — тривалість додаткового циклу рогоутворення.

розвиток із закінченням кальцифікації рогів відбувається у кінці травня — на початку червня. Середня довжина таких рогів (n = 7) становить 34,1 ± 3,15 см (у т. ч. правого 32,6 ± 3,71 см; лівого 35,6 ± 2,59) при пересічній масі 387,0 ± 71,5 г (у т. ч. правого 402,75 ± 84,0 г; лівого 371,25 ± 58,3). Довжина першого відростку становить у середньому 34,1 ± 3,15 см (у т. ч. на правому розі 29,75 ± 3,57 см; на лівому 26,5 ± 7,1). Наявність 2-го відростку відзначено у трьох з п'яти досліджених

самців, причому у двох самців він розвивався на обох рогах, у одного — лише на лівому розі; їхня пересічна довжина становила 9,16 ± 1,96 см (у т. ч. на правому розі 11,0 ± 2,9 см; на лівому 7,33 ± 3,93, при явно вираженій асиметрії). Обхват «розетки» перших гіллястих рогів становить 12,66 ± 0,33 см; шийки стовбуру — 10,25 ± 0,58. Спадання перших гіллястих рогів в усіх піддослідних самців також відбувається у досить стислі терміни: I—III декада січня.

Значно потужніші роги у самців оленя Давида відростають відповідно до їхнього фізіологічного дозрівання — на 4—5-му році життя. Загальна маса рогів таких самців майже в 4 рази перевищує таку у самців попередньої вікової групи і становить 2403,0 ± 176,0 г (у т. ч. правого рогу 1146,25 ± 180,4 г; лівого 1257,14 ± 171,6) при середній довжині 63,87 ± 4,9 см (у т. ч. правого рогу 61,75 ± 5,0 см; лівого 66,0 ± 4,81). Перший відросток завдовжки (58,5 ± 7,3 см) практично сягає розмірів стовбура (63,87 ± 4,9 см) і часто має власні відгалуження. На рогах усіх самців 4—5-річного віку відзначено наявність 2-го відростку завдовжки 18,23 ± 4,21 см (у т. ч. на правому розі 16,29 ± 4,72 см; на лівому 20,17 ± ?). Наявність 3-го відростку відзначено на рогах 4 самців; його середня довжина становить 9,37 ± 4,53 см (у т. ч. на правому розі 8,37 ± 3,88 см; на лівому 10,37 ± 5,18). Наявність четвертих відростків відзначено на рогах лише одного самця; їхня довжина становила: на правому розі 6 см; на лівому 12 см. Обхват «розетки» рогів такого формування становить в середньому 18,6 ± 1,41 см (у т. ч. правого 20,2 ± 1,43 см; лівого 17,0 ± 0,74). Обхват стовбура між «розеткою» і 1-м відростком становить 13,6 ± 1,08 см (у т. ч. правого рогу 13,0 ± 0,9 см; лівого 4,2 ± 1,26). Тривалість їхнього росту у даному разі становила 361,6 ± 9,23 діб (при спаданні впродовж II—III декади січня).

У травні у самців оленя Давида спостерігається активізація статевої поведінки. Вони активно переслідують самок, супроводжуючи їх флемуванням та своєрідними акустичними сигналами. Максимальної інтенсивності ці процеси досягають наприкінці травня — в червні, коли відбувається запліднення самок. За нашими спостереженнями, парування відбувається переважно в III декаді травня — I та II декаді червня. Враховуючи тривалість вагітності, яка дорівнює 296,0 ± 2,26 діб (Стекленьов, 2005), потомство у самок оленя Давида з'являється наприкінці березня — у квітні. Таким чином, інтервал між народженням потомства і наступним паруванням становить лише 1,5—2,5 місяця, що на 3—3,5 місяця менше, ніж у самок благородного оленя. Затухання статевої активності у самців спостерігається впродовж липня — першої половини серпня. У вересні самці втрачають будь-який інтерес до самок, що напевно є наслідком гальмування сперматогенезу та зменшення вмісту тестостерону в крові. Так, звуження кровоносних судин, що забезпечували живлення рогів, у кінцевому рахунку, зумовлює їхнє спадання.

Вище згадувалося, що, залежно від інтенсивності прояву статевих процесів, в окремі роки може відбуватися дворазове формування і спадання рогів: перший цикл — зимово-літній, з втратою рогів восени; другий цикл — осінньо-зимовий з втратою рогів у другій половині зими (Стекленёв, Смаголь, 2001). Якщо перше формування проходить досить інтенсивно на тлі весняної активізації сперматогенезу і закінчується утворенням нормально розвинених рогів, то другий цикл (осінньо-зимовий) відбувається на тлі затухання сперматогенезу, що зумовлює неповноцінний розвиток рогів. Такі роги характеризуються утворенням невеликого стовбуру з відгалуженням одного-двох відростків; мають губчасту кісткову структуру, яка становить лише 40—45 % маси рогів основного (зимово-літнього) формування. Згідно з нашими спостереженнями, таке явище зумовлено інтенсивністю гону, характером виявлення статевих рефлексів у шлюбний період та повноцінного парування (Стекленьов, 2005).

Відтак загальна тривалість такого «дворазового» циклу формування рогів охоплює близько 13 місяців: перші роги, які розвиваються протягом зимово-осіннього періоду (січень-вересень), характеризуються кращими показниками розвитку, ніж додаткові — осінньо-зимового (вересень-лютий) періоду. Пересічна маса рогів «першого циклу» дорівнює 1815,0 ± 86,65 г (у т. ч. правого 850,0 ± 76,4 г, лівого — 965,0 ± 94,91) при середній довжині основного стовбура 50,69 ± 2,37 см (у т. ч. правого рогу 48,0 ± 4,08 см, лівого — 53,38 ± 0,67). Довжина першого відростку правого рогу становить 38,0±1,58 см; лівого — 41,33 ± 1,2; другого відростку — 6,7 ± 3,66 і 12,83 ± 3,09 см відповідно, за явної асиметрії. У рогах цього варіанту формування 3-й і 4-й відростки відсутні. Наявність асиметрії також відзначено як у показниках обхвату «розетки», так і основного стовбура; в обох випадках вони превалюють на лівому розі. Тривалість розвитку рогів цього варіанту формування становить 251,64 ± 6,91 діб (n = 11). Зауважимо, що маса пари таких «недорозвинених» рогів у 1,32 рази менша маси «повноцінних» рогів, які розвивалися впродовж календарного року.

Маса пари рогів «другого циклу» майже в 1,8 рази менша попереднього (зимово-осіннього) і становить 994,71 ± 37,67 г (у т. ч. правого — 489,3 ± 42,15 г, лівого — 505,71 ± 33,2). За показником довжини основного стовбура (лівого рогу 36,34 ± 2,46 см, правого — 50,66 ± 2,5) вони також поступаються рогам попереднього зимово-осіннього варіанту. Довжина другого відростку у 2,32 рази менша відповідних показників рогів попереднього циклу: правого — 4,85 ± 1,62 см, лівого — 11,25 ± 3,37. Слід зазначити, що в окремих випадках відростки мають вигляд невеликих горбиків, сформованих після біфуркації основного стовбура. Діаметральні відмінності стовбура проявляються меншою мірою. Зокрема, обхват «розетки» менший у 1,02 рази (13,87 ± 0,93 см), обхват стовбура — у 1,14 рази (15,87 ± 0,90), що зумовлено, як вище зазначено, губчастою структурою кісткової. Тривалість формування рогів у цьому варіанті становить 129,46 ± 4,68 діб (n = 11), що у 1,94 рази менше, ніж у попередньому випадку.

Враховуючи відхилення у термінах формування і втрати рогів, можна стверджувати, що закономірностей процесу рогоутворення у самців оленя Давида не спостерігається. Досить стабільно проходить процес утворення ювенільних рогів, який охоплює в середньому (n = 8) 294,4 ± 3,77, з коливаннями у межах 283–305 діб (рис. 1). Майже в такі ж терміни проходить процес формування перших гіллястих рогів, які утворюються після спадання ювенільних. Тривалість їхнього розвитку становить у середньому 344,43 ± 5,35 діб, з коливаннями у межах 328–362 діб (n = 7); у одного самця (№ 12) такий характер формування рогів мав місце протягом двох суміжних років і його тривалість становила відповідно 362 і 340 діб. У подальшому, орієнтуючись на дані спостережень за чотирма дорослими самцями протягом 4–10 сезонів, процес рогоутворення в окремі роки проходив у такому ж біоритмі (з початком розвитку в кінці зими), який дорівнював у середньому 349,67 ± 3,1 діб, з коливаннями у межах 340–364 діб (n = 15). Проте в усіх самців зустрічалися випадки дворазового спадання і утворення рогів у межах одного біологічного циклу, тривалість якого сумарно становила 375,36 ± 5,12 діб, з коливаннями у межах 359–405. Тривалість основного періоду рогоутворення (зима-осінь) становила 251,64 ± 6,9, з коливаннями у межах 242–284 діб (n = 14) і додаткового (осінь-зима) — 129,46 ± 4,68, з коливаннями у межах 92–126 діб (n = 11).

Можна стверджувати, що розлянуте явище має видоспецифічний характер і стосується видів, які живуть у районах тропіків та субтропіків і не мають вираженої циклічності статевих процесів. Втрата рогів у цих видів оленів також відбувається у різні періоди року, переважно після парування, в результаті виснаження, зниження статевої активності та уповільнення сперматогенезу. На користь такого твердження свідчать дані дослідження особливостей розмноження свинячого

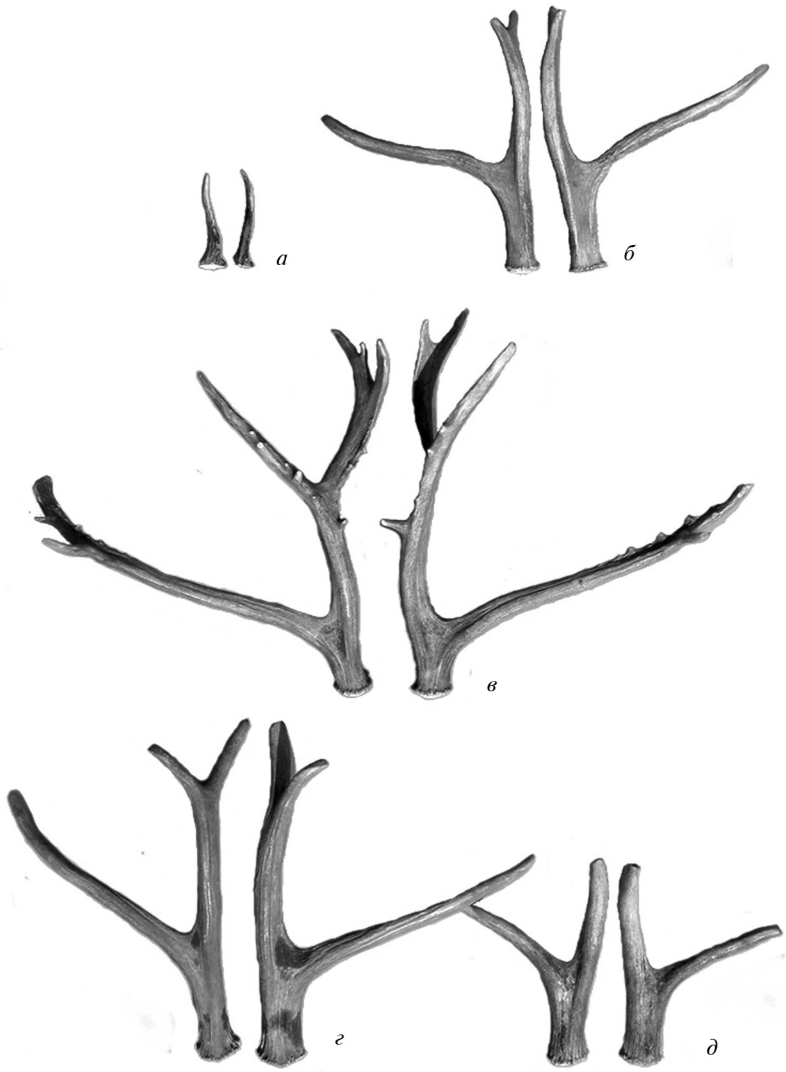


Рис 1. Роги оленя Давида: *а* — ювенільні спиці (2-й рік); *б* — перші гілясті (3-й рік); *в* — роги дорослих самців (4-й рік і більше); *г* — основні; *д* — додатково розвинуті у межах нормального біологічного циклу.

Fig 1. The antlers of Pare David's deer: *a* — juvenile (2nd year); *б* — first branched (3rd year); *в* — antlers of physiologically mature males (4th and fallowing years); *г* — basic; *д* — additional in the limit of normal biological cycle.

оленя (*Cervus porcinus*) — також жителя тропіків, який тривалий час розмножувався в умовах напіввільного утримання на півдні України (Стекленьов, 1993, 1998). Парування у даного виду відзначалося в різні періоди року, що вказує на постійний характер проходження гаметогенезу. Втрата рогів дорослими самцями спостерігалася впродовж усього року (лютий, березень, травень, серпень та листопад), але після чергової активізації статевої поведінки.

Аналізуючи випадки дворазового спадання рогів у самців оленя Давида в Берлінському та Магдебургському зоопарках (Puschmann, 1988), припускається, що вони зумовлені генетичним фактором. Тим часом наші спостереження заперечують генетичне підґрунтя дворазової втрати та формування рогів у оленя Давида, оскільки основним критерієм спадкової зумовленості окремих аномалій, є їхнє повторення впродовж суміжних років. Однак у всіх досліджених самців (без

будь-якої вікової залежності) відзначалися як одно-, так і дворазові варіації втрати рогів впродовж календарного року. На нашу думку, дворазовий цикл формування рогів, перш за все, зумовлений значним виснаженням самців у період гону. Проте песимальні кліматично-кормові чинники впродовж осінньо-зимового періоду (низькі температури, наявність снігового покриву, брак пасовищного корму тощо) напевно вносять власні корективи до фізіологічного стану самців оленя Давида. Не менш вірогідним чинником аномалій розвитку рогів постають кліматичні негаразди спекотного та посушливого південноукраїнського літа, коли брак соковитого трав'яного корму (як стимулятора активізації сперматогенезу) зменшує вміст тестостерону в крові і зумовлює передчасне спадання рогів. Натомість осіннє зниження температури навколишнього середовища та поява рясних опадів стимулюють проростання зеленої трави, споживання якої позитивно впливає на загальний стан самців, помітно стабілізує активність сперматогенезу, рівень тестостерону в крові, що врешті стимулює «продовження» росту рогів, хоча вже в «оновленому» варіанті. Доказом збалансованності гормонального статусу в організмі таких самців можна вважати наступний факт: «додаткове» формування рогів відбувається на тлі скорочення світлового дня і попри значне відставання у розвитку, вкладається у терміни нормального біологічного циклу, характерного для даного виду тварин. Таким чином, спадання «додаткової» пари рогів відбувається взимку, незначною мірою (на місяць) перевершуючи відповідну фазу розвитку «нормальних» рогів «одноразового» циклу.

Також не відповідають дійсності твердження (Pocock, 1923; Bedford, 1952), які вказують на те, що дворазове спадання рогів має місце лише у старих самців. Згідно з даними наших спостережень за статевою поведінкою 4 самців протягом 4—10 років, таке явище має місце у різні вікові періоди, починаючи з 4-го року життя, тобто розвитку гіллястих рогів. У найстаршого піддослідного самця, протяжність 10-го циклу рогоутворення дорівнювала 441 добу. Наступний 11-й цикл тривав 640 діб, а 12-й — 762 доби. Роги, які утворювалися протягом усіх цих періодів, були недорозвинені, завдовжки 15—16 см, хоча нормально кальцифіковані; в останній період з явними ознаками деформації. Слід відзначити, що в усі періоди статевого сезону самець поводив себе досить активно, відстоюючи право на володіння самками, хоча у паруванні з ними участі не брав. Фізіологічні дослідження його сім'яників на 2-му місяці розвитку останніх рогів (період статевої активізації), демонструють наявність у придатках великої кількості нормальних, активних сперміїв з протоплазматичною краплею при основі з'єднуючої частини джгутика, що свідчить про недавні терміни їхнього утворення.

Для цього виду оленів характерні також терміни весняного линяння волосяного покриву. У більшості випадків цей процес розпочинається у I—II декаді березня і закінчується у кінці квітня — на початку травня, що співпадає з періодом завершення формування рогів, їхнім очищенням і початком проявлення самцями статевої активності. Незначні відхилення від цієї закономірності обумовлені в основному станом вгодованості тварин.

Особливості весняного линяння оленя Давида також відрізняють його від інших представників Cervidae. Зокрема, линяння волосяного покриву у самців благородного оленя відбувається в ідентичні терміни, проте відповідає початковій фазі росту їхніх рогів (стадії першої біфуркації). Линяння молодих самців обох видів відбувається із затримкою на 2—3 тижні і також співпадає з відповідною стадією розвитку рогів. В аналогічні терміни проходить линяння у дорослих самок.

Крім згаданих особливостей біологічних ритмів у оленя Давида, варто відзначити низку морфологічних показників, які також відрізняють його від інших представників Cervinae: будова ратиць, характер поширення волосяного покриву на окремих ділянках тулуба тощо (Otsuka, Hasegawa, 1976; Банников, Флинт, 1979; Goss, 1983).

Висновки

На підставі досліджень відтворювальної здатності оленя Давида можна дійти висновку, що, попри несприятливі кліматично-кормові умови півдня України, процес акліматизації відбувається успішно. Період максимального прояву статевої активності (гону) припадає на початок літа (червень), народження потомства — на кінець березня — початок квітня, за тривалості вагітності 296,00 ± 2,26 діб. Інтервал між пологами і наступним паруванням складає 1,5–2,5 місяці.

Процеси формування та втрати рогів у самців оленя Давида відбуваються відповідно до статевої поведінки та гормонального статусу. Тривалість нормального циклу рогоутворення у дорослих самців становить 360,66 ± 7,05 діб зі зміною рогів взимку (січень-лютий). Окремі випадки дворазової зміни рогів впродовж календарного року (восени та взимку) обумовлені скороченням світлового дня, виснаженням самців у період гону та несприятливими кліматично-кормовими умовами зимового сезону.

Банников А. Г., Флинт В. Е. Жизнь животных : Млекопитающие, или звери. — М. : Просвещение, 1971. — Т. 6. — 628 с.

Дж. Линкольн. Гормональная регуляция размножения у млекопитающих : Пер. с англ. — М. : Мир, 1987. — 304 с.

Стекленёв Е. П. Видовые особенности размножения и акклиматизации отдельных представителей семейства оленьих (Cervidae) в условиях полувольного содержания на юге Украины // Фундаментальные и прикладные исследования в зоопарках. — Ростов н/Д : Литера Д, 1993. — Вып. 1. — С. 98–111.

Стекленьов Є. П. Акліматизаційні особливості свиного оленя (Cervus porcinus) на півдні України // Роль охоронних природних територій у збереженні біорізноманіття : Матеріали конф., присвяч. 75-річчю Канів. природного заповідника. — Київ, 1998. — С. 243–246.

Стекленёв Е. П., Смаголь В. Н. Развитие и особенности формирования рогов оленя Давида, акклиматизируемого в заповеднике «Аскания-Нова» // Научные исследования в зоологических парках. — Харьков : Факт, 2001. — Вып. 3. — С. 213–219.

Стекленьов Є. П. Особливості розмноження і проходження біоритмів у оленя Давида Elaphurus davidianus Milne-Edwards, 1866 в умовах напіввільного утримання на півдні України // Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова». — 2005. — **7**. — С. 131–139.

Токин Б. П. Общая эмбриология. — М. : Высш. шк., 1987. — 479 с.

Adam C. L. Impact of Melatonin on Time of Breeding in Farmed Red Deer // The Biology of Deer / Ed. R. D. Brown. — New York : Springer –Verlag Inc., 1992. — P. 300–305.

Aitken R. J. Delayed implantation in roe deer (Capreolus capreolus) // J. Reprod. Fert. — 1974. — **39**, 1. — P. 225–233.

Argo C. M., Jabbour H. N., Goddard P. J. et al. Superovulation in red deer (Cervus elaphus) and Pere David's deer (Elaphurus davidianus), and fertilzation rates following artifical insemination with Pere David's deer semen // J. Reprod. Fertil. — 1994. — **100**. — P. 629–636.

Asher G. W., Peterson A. J., Watkins W. B. Hormonal changes during luteal regression in farmed fallow deer (Dama dama) // J. Reprod. Fert. — 1988. — **84**. — P. 397–386.

Bartoš L., Miller K. V., Osborn D. Relationship between dominance and antler cycle in white-tailed deer Odocoileus virginianus // Acta Teriologica. — 2004. — **49** (4). — P. 517–525.

Bedford Duke of 1951: Pere David's deer: the history of the Woburn herd // Proc. Zool. Soc. Lond. — 1951. — **121**. — P. 327–333.

Bedford Duke of Pere David's deer // Zoo Life. — 1952. — **1**. — P. 47–49.

Bubenik G. A. Neuroendocrine Regulation of the Antler Cycle // Horns, pronghorns, and anlers: Evolution, morphology, physiology and social Significance / Eds G. Bubenik, A. B. Bubenik. — New York : Springer-Verlag Inc., 1990. — P. 265–297.

Bubenik G. A., Smith P. S., Schams D. The effect of orally administered melatonin on the seasonality of deer pelage exchange, antler development, LH., FSH, prolactin, testosterone, T_3, T_4, cortisol and alkaline phosphatase // J. Pineal Res. — 1986. — **3**. — P. 331–349.

Chapman D. I. Antlers-bones of contention // Mammal Rev. — 1975. — **5** (4). — P. 121–172.

Curlewis J. D., Loudon A. S. I., Coleman A. P. M. Oestrous cycles and the breeding season of the Pere David's hind (Elaphurus davidianus) // J. Reprod. Fertil. — 1988. — **82**. — P. 119–126.

Goss R. J. Deer Antlers. Regeneration, Function, and — Evolution. — New York ; London : Academic Press, 1983. — 317 p.

Gossen G. J., Fennessy P. F., Mathias H. C. et al. Gestation lenght in Pere David's×red deer hybrids // Proc. N. Z. Soc. Anim. Prod. — 1997. — **57**. — P. 225–227.

Haigh J. C., Hudson R. J. Farming wapiti and red deer. — St. Louis : Mosby-Year Book, 1993. — 369 p.

Jaczewski Z. Wplyw zmienionej dlugosci oswietlenia dziennego na wzrost rogow u jelenia (Cervus elaphus L.) // Acta Physiol. Polon. Suppl. — 1952. — **3**, 52. — P. 201—203.

Jaczewski Z. Wplyw oswietlenia dziennego na poroze jelenia (Cervus elaphus L.) // Fol. Bio. Krakow. — 1954. — **2**. — P. 133—143.

Jaczewski Z., *Michalkowa W.* Observations on the effect of humen chorionic gonadotrophin on the antler cycle of fallow deer // J. Exp. Zool. — 1974. — **190**. — P. 79—88.

Jaczewski Z. Poroze jeleniowatych. PWRil., Wyd. II. — 1992. — 342 p.

Kirkwood J. K., Gaskin C. D., Markham J. Perinatal mortality and birth season in captive wild ungulates // Vet. Res. — 1987. — **120**. — P. 386—390.

Krzywinski A. Hybrydization of Milu Stags with Red deer using the Imprinting Phenomenon // Proc. Int. Sympos "Deer of China, Biology and Management" / Eds N. Ohtaishi, H.-I. Sheng. — Amsterdam : Elsevier Sci. Publ., 1993. — P. 242—246.

Leader-Williams N., Rosser A. M. Ovarian characteristics and reproductive performance of reindeer Rangifer tarandus // J. Reprod. Ferrt. — 1983. — **67**, (2). — P. 247—256.

Lincoln G. A. Antlers and their regeneration a study using hummels, hinds and haviers. // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. — 1984. — B. 82. — P. 243—259.

Lincoln G. A. Seasonal Breeding in Deer // Biology of Deer Production. The Royal Society of New Zealand / Eds P. F. Fennessy, K. R. Drew. — 1985. — Bull. 22. — P. 165—179.

Otsuka H., Hasegawa Y. On a New Species of Elaphurus (Cervid, Mammal) from Akishima City, Tokyo // Bull. Nat. Sci. Mus. — 1976. — **2** (3). — P. 139—145.

Pocock R. J. On the external characters of Elaphurus, Hydropotes, Pudu and other Cervidae // Proc. Zool. Soc. London, — 1923. — P. 181—207.

Puschmann W. Anormal Geweihwechsel beim Milu (Elaphurus davidianus) // Felis. — 1988. — **6**. — P. 79—84.

Short R. V., Mann T. The sexual cycle of a seasonaly breeding mammal, the roebuck (Capreolus capreolus L.) // J. Reprod. Fert. — 1966. — **12**, 2. — P. 337—351.

Short R. V., Hay M. F. Delayed implantation in the roe deer Capreolus capreolus // Comparative Biology, of Reproduction in Mammals. — New York : Acad. Press, 1966. — P. 173—194.

Waldo C. M., Wislocki G. B. Observations on the shedding of the antlers of Virginia deer (Odocoileus virginianus borealis) // Am. J. Anat. — 1951. — **88** (3). — P. 351—396.

Wemmer C. Sociology and Management // The Biology and Management of an Extinct Species : Pere Davids Deer / Eds B. B. Beck, C. Wemmer. — New Jersey : Noyes Public, Park Ridge, 1983. — P. 126—132.

Wislocki G. B. Studies on the growth of deer antlers. I. On the structure and histogenesis of the antlers of the Virginia deer (Odocoileus virginianus borealis) // Amer. J. Anat. — 1942. — **71**. — P. 371—415.

Wodzicki K. A. Introduced mammals of New Zealand. An ecological and economic survey // Bul. N. Z. Dep. Sci. Industr. Res. — 1950. — **98**. — P. 1—255.